(Aus dem physiologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Über den

Temperaturkoeffizienten der Erregungsleitung im motorischen Froschnerven.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der medizinischen Doktorwürde

vorgelegt der

Hohen medizinischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität

zu

Freiburg im Breisgau

von

Georg Ganter

aus Unterschönmattenwag.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

1912.

Gedruckt mit Genehmigung der medizinischen Fakultät der Universität Freiburg i. Br.

Dekan: Geh. Hofrat Professor Dr. Kraske.
Referent: Geh. Rat Professor Dr. von Kries.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Über den Temperaturkoeffizienten der Erregungsleitung im motorischen Froschnerven.

Von

Georg Ganter.

(Mit 7 Textfiguren.)

Van t'Hoff[1]) hat 1898 das Gesetz der Abhängigkeit chemischer Reaktionen von der Temperatur ausgesprochen. Dieses Gesetz besagt, dass die meisten chemischen Reaktionen durch Steigerung der Temperatur um 10° C eine doppelte bis dreifache Geschwindigkeit erfahren oder Reaktionsverlauf bei $\frac{T_n + 10}{T_n} = 2 \text{ bis } 3 = Q_{10}$.

Aristides Kanitz[2]), der eine Reihe von verschiedenartigen Lebensvorgängen auf dieses Gesetz hin untersucht hat, bezeichnet es als „RGT.-Regel".

Es gibt allerdings eine Reihe sicher chemischer Umsetzungen, für die der Quotient bedeutend grösser als 3 ist. Es sind dies die Vorgänge, bei denen Enzyme mitspielen.

Anderseits ist dieser Quotient bei einigen chemischen Reaktionen niedriger gefunden worden.

Für rein physikalische Vorgänge ist der Einfluss, den die Temperatur ausübt, bei weitem nicht so gross; der Wert dieses Quotienten ist bei physikalischen Vorgängen nur um wenig grösser als 1, im Maximum 1,2.

1) J. H. van t'Hoff, Vorlesungen über theor. und physikal. Chemie. Heft 1. 1898. Die chemische Dynamik.

2) Aristides Kanitz, Der Einfluss der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt. Biol. Zentralblatt Bd. 27 S. 14—26. 1907.

Das verschiedene Verhalten physikalischer und chemischer Prozesse gegenüber Temperaturänderungen wurde nun mit Erfolg herangezogen, um zu entscheiden, ob ein physiologisches Geschehen physikalischer oder chemischer Natur sei.

Hertwig[1]) fand bei seinen Versuchen über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung der Froscheier, dass Temperatursteigerung um 10° C. die Entwicklungsgeschwindigkeit um das 2,86fache beschleunigt. Ähnliche Werte fand Peters[2]) für die Entwicklung der Seeigeleier.

J. Loeb[3]) konnte diesen Wert bestätigen. Er fand aber, dass der Temperatureinfluss auf die Lebensdauer der Seeigeleier von ganz anderer Ordnung ist, indem nämlich eine Temperaturerniedrigung um 1° C. die Lebensdauer verdoppelt, was einem Q_{10} von ca. 1000 entspricht.

Loeb schliesst daraus, dass die chemischen Vorgänge, welche die Lebensdauer bedingen, anderer Art sein müssten, als diejenigen, welche bei der Entwicklung sich abspielen.

Abegg[4]) hat aus Pflüger'schen[5]) Versuchen berechnet, dass der Wert für die vermehrte Kohlensäureproduktion (für Kaninchen) bei Temperatursteigerung der RGT.-Regel folgt.

Auch bei den Lebensprozessen der Pflanzen, speziell der Kohlensäureausscheidung, wurden Zahlen zwischen 2 und 3 für Q_{10} berechnet.

Aber auch für kompliziertere Prozesse, für rhythmisch verlaufende Lebensvorgänge hat die Regel ihre Bestätigung gefunden. Besonders ausführliche Versuche in dieser Richtung liegen über die Reizbildungsfähigkeit des Kalt- und Warmblüterherzens vor von Snyder[6]) und Kanitz[7]).

---

1) O. Hertwig, Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca und esculenta. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.

2) K. Peters, Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 20. 1905.

3) J. Loeb, Über die Temperaturkoeffizienten für die Lebensdauer kaltblütiger Tiere und über die Ursache des natürlichen Todes. Pflüger's Arch. f. Physiol. Bd. 124 S. 411. 1908.

4) Abegg, Zeitschr. f. Elektrochemie 1905.

5) Pflüger, Über Wärme und Oxydation der lebenden Materie. Pflüger's Arch. Bd. 18 S. 247. 1878.

6) Snyder, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1907 S. 118.

7) Kanitz, Auch für die Frequenz des Säugetierherzens gilt die RGT.-Regel. Pflüger's Arch. Bd. 118 S. 601.

Aus den Arbeiten von Snyder über den Temperaturkoeffizienten der Frequenz von Schildkröten-, Krebs-, Hund- und Katzenherzen ergibt sich, dass der Quotient nur innerhalb gewisser Temperaturen konstant ist; bei niedrigen Temperaturen wird er sehr gross, bei höheren sehr klein.

Bei Warmblütern, für die Kanitz nach Versuchen von O. Frank[1]) Werte berechnet, liegt die untere Temperaturgrenze bei ca. 20°, unterhalb welcher die Herztätigkeit überhaupt erlischt, der Quotient also den Wert unendlich annimmt. Die entsprechende Temperaturgrenze liegt für Kaltblüter bei 0°. Die obere Grenze ist bei ungefähr 40°.

Ein günstiges Versuchsobjekt, um einen Einblick in die Vorgänge im Zentralnervensystem zu erhalten, bot das rhythmisch tätige Atemzentrum. Versuche über den Einfluss der Temperatur sind von Bethe[2]) an Haifischen ausgeführt worden. Dabei ergab sich, dass bei Temperaturen über 25° eine wesentliche Frequenzzunahme nicht erfolgt. Bei niedrigen Temperaturen ist der Frequenzsturz um so rascher. Bethe findet dabei einen Unterschied der Frequenz bei verschiedenen Arten sowohl als auch bei verschiedenen Individuen derselben Art.

An Fröschen konnte Robertson[3]) feststellen, dass sich der Temperaturkoeffizient für den Atemrhythmus zwischen 2,2 und 2,4 bewegt.

Edward Babák und J. Roček[4]) beobachteten, dass die Temperaturkoeffizienten der Atemrhythmusfrequenz Q_{10} bei Libellenlarven grossenteils zwischen 1,5 und 2,4 fallen. Sie finden einen Unterschied bei Sauerstoffreichtum und bei Sauerstoffmangel. Bei Sauerstoffmangel sind die Temperaturkoeffizienten regelmässig höher (2,2) als bei reichlicher Sauerstoffversorgung (1,8) des äusseren

---

1) Otto Frank, Einfluss der Herztemperatur auf die Erregbarkeit des beschleunigenden und verlangsamenden Nerven. Zeitschr. f. Biol. Bd. 49 S. 392 bis 420. 1907.

2) A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

3) T. Robertson-Brailsford, Sur la dynamique chimique du système nerveux central. Arch. intern. de physiol. t. 6 p. 397.

4) Edward Babák u. J. Roček, Über die Temperaturkoeffizienten des Atemrhythmus bei reicher und bei ungenügender Versorgung des Atemzentrums mit Sauerstoff. Pflüger's Arch. Bd. 130 S. 477. 1909.

Mediums. Bei niedrigen Temperaturen ist das verschiedene Verhalten am deutlichsten ausgeprägt. Bei höheren Temperaturen gehen die Temperaturkoeffizienten für Sauerstoffreichtum und Mangel mehr und mehr parallel. Aus diesem merkwürdigen Verhalten schlossen die Autoren, dass sich das chemische Lebensgeschehen in dem Atemzentrum je nach den Bedingungen der Sauerstoffzufuhr qualitativ abweichend gestalte.

Aber auch am Warmblüter, nämlich am Murmeltier, hat Snyder[1]) aus Versuchen von Dubois berechnet, dass Q_{10} für den Atemrhythmus zwischen 11° C. im tiefen Winterschlaf und 31° bei vollständiger Munterkeit des Tieres = 2,5 war.

Dass die Prozesse in den Ganglienzellen chemischer Natur sind, darüber bestand längst kein Zweifel mehr, da der grosse Sauerstoffbedarf und die Ermüdbarkeit des Zentralnervensystems schon seit langer Zeit bekannt sind. Anatomisch ist bekanntlich die graue Hirnsubstanz, die ja hauptsächlich von den Ganglienzellen gebildet wird, auch besonders reich mit Blutgefässen versorgt.

Für die Vorgänge im Nerven selbst, bei der Reizleitung, war die Entscheidung, ob es sich um ein physikalisches oder chemisches Geschehen handelt, bedeutend schwieriger, denn der Nachweis eines Stoffwechsels stiess auf grosse Schwierigkeiten; anderseits hatten alle Versuche, die auf Feststellung einer Ermüdbarkeit des Nerven durch die Reizleitung gerichtet waren, lange Zeit nur negativen Erfolg. Es war daher naheliegend, den Leitungsprozess im Nerven als einen rein physikalischen Vorgang aufzufassen.

Wenn auch die ursprünglichen Vorstellungen der grobmechanischen Nervenleitung längst aufgegeben sind, so ist doch ein Vergleich der Erregungswelle mit der Fortpflanzung des Stosses durch eine Reihe von elastischen Körpern, wie ihn Üxküll[2]) aufgestellt hatte, von Sutherland[3]) zu stützen gesucht worden. Berechnungen, die Sutherland anstellte über die Zunahme der Viskosität des Wassers bei Erniedrigung der Temperatur, und die nach seiner Theorie von

---

1) Charles D. Snyder, A comparative study of the temperature coefficients of the velocities of various physiological actions. Americ. journ. of physiol. vol. 22 p. 309.

2) Üxküll, Zur Methodik der mechanischen Nervenreizung. Zeitschr. f. Biol. Bd. 31 S. 148. 1894.

3) Sutherland, The nature of the propagation of the nerve impulse. Americ. journ. of physiol. t. 112. 1905.

der Viskosität abhängige Fortpflanzungsgeschwindigkeit postulierten einen nur geringen Einfluss der Temperatur auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes im Nerven. Sutherland glaubt dabei eine Erfahrung, die G. Weiss[1]) bei der Bestimmung der Abhängigkeit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung von der Temperatur gemacht hat, als Stütze seiner Theorie heranziehen zu dürfen. Weiss gibt an, dass der Temperatureinfluss auf die Leitungsgeschwindigkeit im Nerven ein nur scheinbarer sei und sich nur dann zeige, wenn der Muskel an der Temperaturänderung teilnehme. Die von G. Weiss angewandte Pouillet'sche Methode ist von zu vielen Fehlerquellen behaftet, so dass Resultate, die damit gewonnen wurden, nur mit Vorsicht verwendet werden dürfen. Übrigens sind seither von Snyder[2]) mit anderer Methode und unter Vermeidung von Temperaturänderung des Muskels Versuche angestellt worden, die sicherstellen, dass die Temperatur wirklich einen deutlichen Einfluss auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven ausübt. Seit einigen Jahren ist aber auch festgestellt, dass der Nerv zu seiner Tätigkeit Sauerstoff bedarf. v. Baeyer[3]) konnte, indem er den Nerven in ein indifferentes Gas brachte, das vollkommen frei von Sauerstoff war und nun stundenlang reizte, zeigen, dass von einem bestimmten Moment an die Reizbarkeit rasch sinkt, aber sich ebenso rasch erholt, sobald Sauerstoff zugeleitet wird. Seine Befunde sind wiederholt modifiziert und bestätigt worden.

Eine ganze Reihe von Forschern, die den Nerven auf Ermüdbarkeit untersuchten, waren zu negativem Resultate gekommen.

Pflüger[4]) leitete aus theoretischen Gesichtspunkten heraus eine sichere Ermüdungsfähigkeit der Nerven ab, und in der Tat ist es gelungen, einwandfrei die Ermüdung des Nerven bei seiner Tätigkeit nachzuweisen.

Zuerst konnte Garten[5]) am marklosen Hechtolfactorius eine

1) G. Weiss, Compt. rend. de l'acad. d. Sciences t. 130. 1900.

2) Charles D. Snyder, The temperature coefficient of the velocity of nerve conduction. Americ. journ. of physiol. vol. 22 p. 179. 1908.

3) von Baeyer, Das Sauerstoffbedürfnis des Nerven. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 3 S. 169. 1903.

4) Pflüger, Einige Erklärungen betreffend meinen Aufsatz: „Die Quelle der Muskelkraft". Vorläufiger Abriss. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 50 S. 337. 1891.

5) Garten, Beiträge zur Physiologie des marklosen Nerven nach Untersuchungen am Riechnerven des Hechtes. Fischer, Jena 1905.

Ermüdbarkeit zeigen; indem Garten mit Induktionsschlägen gleicher Stärke diesen Nerven in kurzen Intervallen reizte, fand er, dass die mit dem Kapillarelektrometer gewonnenen Ausschläge des Nervenaktionsstromes schon nach wenigen Reizungen eine Abnahme erfuhren.

Auch am markhaltigen Nerven konnte Fröhlich[1]) Ermüdungssymptome nachweisen. Neuere Untersuchungen von W. Thörner[2]) haben gezeigt, dass Nerven, die in Stickstoffatmosphäre gebracht sind, bei längerer tetanischer Reizung früher an Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit einbüssen als solche, die nicht gereizt werden. Thörner konnte weiter das Anfangsstadium der Ermüdung auch in der atmosphärischen Luft nachweisen bei länger dauernder tetanischer Reizung. In späteren Versuchen hat Thörner dargetan, dass auch in sauerstofffreier Atmosphäre die Erholung sehr rasch vor sich geht, dass sie bloss ca. 10 Sekunden beansprucht. In der Fähigkeit der raschen Erholung lag wohl der Grund, warum der Nachweis der Nervenermüdbarkeit so lange nicht gelungen ist. Dass trotz Sauerstoffmangel in der Umgebung des Nerven eine Erholung eintritt, wird dadurch erklärt, dass der Nerv imstande sei, Sauerstoff zu speichern. Dieser gespeicherte Sauerstoff soll zum Ersatz des bei der Tätigkeit verbrauchten herangezogen werden.

Ganz neuerdings hat L. Haberlandt[3]) Versuche über die Ermüdbarkeit des markhaltigen Nerven veröffentlicht. Haberlandt untersuchte speziell die Abhängigkeit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung bei länger dauernder Tätigkeit. Er fand, in verschiedenen Versuchen wechselnd, nach 200—300 Reizungen eine Abnahme der Fortpflanzungsgeschwindigkeit um ca. ein Viertel der ursprünglichen. Nach einer kurzen Ruhepause von ca. 15 Sekunden hatte sich das Leitungsvermögen schon wieder auf den ursprünglichen Wert eingestellt.

---

1) Fröhlich, Ermüdung des markhaltigen Nerven. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 3 S. 468. 1904.

2) W. Thörner, Die Ermüdung des markhaltigen Nerven. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 7 S. 530. 1908. — W. Thörner, Weitere Untersuchungen über die Ermüdbarkeit des markhaltigen Nerven: Die Ermüdung in Luft und die scheinbare Erregbarkeitssteigerung. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 10 S. 29. 1909. — W. Thörner, Weitere Untersuchungen über die Ermüdung des markhaltigen Nerven: Die Ermüdung und Erholung unter Ausschluss von Sauerstoff. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 10 S. 351. 1910.

3) L. Haberlandt, Versuche über die Ermüdbarkeit des markhaltigen Nerven. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd 137. 1911.

Auffallend sind in den Versuchen von Haberlandt die hohen Werte für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit, die sich bei Zimmertemperatur zwischen 52 und 57 m pro Sekunde bewegen bei nicht ermüdeten Nerven, während von anderen übereinstimmend viel geringere Werte bei Zimmertemperatur angegeben werden.

Der Nachweis, dass bei der Tätigkeit des Nerven Sauerstoff verbraucht wird einerseits, anderseits, dass der Nerv bei seiner Funktion ermüdbar ist, lässt keinen Zweifel darüber obwalten, dass es sich bei der Nervenleitung um einen chemischen Vorgang handelt; denn nur bei chemischen Vorgängen findet ein Stoffumsatz statt, und es ist noch bei keinem physikalischen Geschehen eine Ermüdbarkeit festgestellt worden.

Es wurde nun aber auch auf einem anderen Wege versucht, der Natur des Leitungsvorganges im Nerven näherzukommen, indem man nämlich das Verhalten der Nervenleitungsgeschwindigkeit bei verschiedenen Temperaturen untersuchte.

Helmholtz und Baxt[1]) fanden bei Versuchen am Menschen auffallend verschiedene Nervenleitungsgeschwindigkeiten. Es schwankten die Werte bei den ersten Versuchen zwischen 30 und 33 m pro Sekunde; bei späteren Bestimmungen fanden sie ca. 60 m. Es traf sich, dass die ersten Versuche im Winter und die späteren im Sommer durchgeführt worden waren, und es lag nahe, eventuelle Temperaturverschiedenheiten in den Extremitäten zur Sommer- und Winterzeit als Ursache dieser grossen Abweichungen anzunehmen. Nun beträgt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im zweiten Fall gerade doppelt so viel wie im ersten, und wenn die R. G. T.-Regel auch auf die Leitungsgeschwindigkeit einigermassen anzuwenden ist, so würde dieses Verhältnis einer Temperaturdifferenz von ca. 10° C. entsprechen. Ob so grosse Temperaturdifferenzen in der Tiefe der menschlichen Extremitäten vorkommen, ist doch sehr zweifelhaft. Wenn Versuchsfehler auszuschliessen sind, so würde wohl noch die Möglichkeit bestehen, dass die Leitungsgeschwindigkeit von den zu verschiedenen Jahreszeiten etwas geänderten Lebensbedingungen abhängig wäre. Nun hat neuerdings Piper[2]) mit einer anderen Methode viel höhere,

1) Helmholtz und Baxt, Neue Versuche über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung im motorischen Nerven des Menschen. Monatsber. d. Kgl. Preuss. Akademie d. Wissenschaft 1870 S. 184.

2) H. Piper, Über die Leitungsgeschwindigkeit in den markhaltigen menschlichen Nerven. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 124 S. 591. 1908.

aber unter sich gut übereinstimmende Zahlen für die Leitungsgeschwindigkeit im menschlichen Nerven bekommen, nämlich ca. 120 m. Diese Feststellung, die mit vollkommeneren Hilfsmitteln ausgeführt ist, macht es wahrscheinlich, dass die Werte von Helmholtz und Baxt nicht die wirklichen Fortpflanzungsgeschwindigkeiten darstellen; desswegen ist die Erklärung der wechselnden Befunde, als von der Verschiedenheit der Extremitätentemperaturen herrührend, wohl nicht stichhaltig.

Dass übrigens die tiefe Temperatur wirklich die Reizleitungsgeschwindigkeit des Froschnerven herabsetzt, hat Helmholtz zuerst festgestellt, indem er die Reizleitungsgeschwindigkeit des auf Eis liegenden Nerven bestimmte.

Ausgedehntere Versuche stellte Nicolai[1]) am Hechtolfactorius an, v. Miram[2]) am Froschnerven. Beide fanden einen wesentlichen Einfluss der Temperatur auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes.

Charles D. Snyder[3]) hat aus den Werten, die Nicolai und v. Miram gefunden haben, den Temperaturkoeffizienten berechnet und diesen herangezogen zur Entscheidung, ob der Fortleitungsprozess des Reizes im Nerven ein physikalisches oder chemisches Geschehen wäre. Es zeigte sich bei den Versuchen von Nicolai, dass zwischen 3 und 25° C. der Quotient durchschnittlich 2,55 war, bei v. Miram zwischen 15 und 35° 2,1. Bei den Versuchen, die Snyder selbst ausführte, war das Gesamtmittel für $Q_{10} = 2{,}56$.

Am Moluskennerven (Ariolimax columbianus) fand Maxwell den Temperaturkoeffizienten für die Leitungsgeschwindigkeit im Mittel 1,78.

Fast denselben Wert 1,79 gibt K. Lucas[4]) an für den Froschnerven bei einer ausserordentlich ausgearbeiteten Technik. Die Versuche von K. Lucas erstrecken sich aber nur über die Temperaturen 8—9° C. einerseits und 18—19° C. andererseits.

---

1) G. F. Nicolai, Über die Leitungsgeschwindigkeit im Riechnerven des Hechtes. Pflüger's Arch. Bd. 85 S. 65. 1901.

2) v. Miram, Über die Wirkung hoher Temperaturen auf den motorischen Froschnerven. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1906 S. 533.

3) Charles D. Snyder, Der Temperaturkoeffizient der Geschwindigkeit der Nervenleitung. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1907 S. 113.

4) K. Lucas, The temperature-coefficient of the rate of conduction in nerve. Journ. of physiol. vol. 37 p. 112. 1908.

Der Zweck der nachstehenden Untersuchung ist der, an einer grösseren Zahl von Bestimmungen, die die Temperaturen von 0 bis 30° C. umfassen, festzustellen, ob die RGT.-Regel ihre volle Gültigkeit hat. Es sollte ferner geprüft werden, ob zwischen Feld- und Wasserfröschen ein greifbarer Unterschied vorhanden wäre, einerseits in der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes selbst, andererseits in der Abhängigkeit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes von der Temperatur.

An Feldfröschen suchte ich dann festzustellen, ob lange Gefangenschaft und damit verbundenes Hungern der Tiere den Nerven in seiner Funktion auf irgend eine Weise beeinflusst. Zur Beantwortung dieser Frage machte ich die in der ersten Gruppe verzeichneten Versuche an Fröschen, die über Winter bei niedriger Temperatur im Keller des hiesigen Institutes gefangen gehalten waren. Die zweite Versuchsgruppe ist an Fröschen durchgeführt worden, die frisch eingefangen waren und sich in einem vorzüglichen Ernährungszustande befanden.

Alle übrigen Versuche wurden an weiblichen Wasserfröschen gemacht. Die Wasserfrösche, speziell die weiblichen, haben den Vorzug, dass sie durchschnittlich grösser als die Feldfrösche sind; dann steht zu erwarten, dass, wenn überhaupt grössere Abweichungen in der Leitungsgeschwindigkeit des Nerven bei derselben Art vorkommen, diese sich bei weiblichen Exemplaren deutlicher ausprägen als bei männlichen; denn wenn man so ein Froschweibchen zur Laichzeit betrachtet, vergeht einem jeder Zweifel, dass der weibliche Organismus während der Bildung und Ausreifung der Eier gegenüber dem rein vegetativen Dasein der übrigen Zeit „in anderen Umständen" ist. In der dritten Gruppe verwandte ich daher nur weibliche Frösche, die frisch eingefangen waren und mächtig entwickelte Eierstöcke aufwiesen. Zum Vergleich hierzu wurden in der folgenden Gruppe Wasserfrösche gebraucht, die gelaicht hatten.

In einer letzten Gruppe fanden Sommerfrösche Verwendung, die, nachdem sie eingefangen, gleich in einen Eisschrank gesetzt wurden. Die niedrige Temperatur, die im Eisschrank herrschte, setzte den ganzen Stoffwechsel der Tiere in hohem Grade herab, so dass sie nur geringe und ganz träge Bewegungen ausführen konnten, nach Art der Kröten.

Bei der Ausführung der Versuche über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes im motorischen Nerven wird das prinzipielle Ver-

fahren immer dasselbe sein, wie es Helmholtz angegeben hat. Dies beruht darin, dass man nacheinander an zwei möglichst weit auseinanderliegenden Stellen des Nerven Reize von genau gleicher Wirkung gibt und feststellt, um wieviel früher der Reiz von der unteren Reizstelle an einem bestimmten Punkte unterhalb dieser Reizstelle eintrifft als derjenige von der oberen Reizstelle.

In der Art und Weise, wie der Reizerfolg messbar manifest gemacht wird, gibt es eine Reihe von Methoden. Zunächst kann der Aktionsstrom des Nerven mit Hilfe des Saitengalvanometers oder Kapillarelektrometers registriert werden, was das einzige Verfahren bei sensiblen Nerven ist; dann können am Muskel die elektrischen Erscheinungen mit den gleichen Hilfsmitteln verwendet werden. Die meisten Bestimmungen wurden aber so ausgeführt, dass die Verkürzungen des Muskels aufgeschrieben und aus dem Abstand der beiden sich entsprechenden Kurven die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ermittelt wurde. Auch meine Versuche führte ich mit der letztgenannten Methode durch. Ich bediente mich dabei derselben Apparate, wie sie v. Miram verwendet hat, benützte auch wie v. Miram die Kurven der vom Muskel ausgeführten Kontraktionen nicht zur Ausmessung: diese Kurven dienten einzig zur Kontrolle der Kontraktionshöhe und des Kontraktionsverlaufes. Sie gaben das Kriterium dafür, ob der Versuch brauchbar war oder nicht; denn ausgesprochene Ungleichheiten der Kontraktionshöhen und gar Verschiedenheiten in der Form des Kontraktionsverlaufes bei Reizung der zentralen und peripheren Nervenstelle müssen einen falschen und unbrauchbaren Wert für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ergeben. Die im Verlaufe der Versuche auftretenden Veränderungen der Kontraktionshöhen konnten durch entsprechende Variierung der Reizstärken ausgeglichen werden. Selbstverständlich musste die Änderung der Reizstärke immer so geschehen, dass von der zentralen und peripheren Reizstelle aus maximale Muskelkontraktionen ausgelöst wurden. Dabei war darauf zu achten, dass die Reizstärken von oben und unten nicht allzu ungleich wurden. Denn je stärkere Ströme verwendet werden, um so weiter breiten sich die wirksamen Stromschleifen in die benachbarten Nervenpartien hin aus. Wenn daher oben eine wesentlich andere Reizstärke als unten benutzt wird, so entspricht die Entfernung der Elektroden nicht mehr derjenigen der praktisch gereizten Punkte: Ist oben der Reiz stärker, so ist der wirkliche Abstand der Reizpunkte kleiner, ist der Reiz unten stärker,

so ist dieser Abstand grösser als derjenige der beiden Platinelektroden. Wird nun der Reizstrom an beiden Orten gleichstark gewählt, so gehen die Stromschleifen, wenn der Nerv auf beiden Elektroden gleichmässig aufliegt und der Widerstand in beiden Nervenabschnitten derselbe ist, an beiden Elektroden gleichweit gegen den Muskel hin: der Abstand der tatsächlichen Reizpunkte ist gleich demjenigen der Elektroden. Ich verwandte eher übermaximale Reize, hielt mich aber möglichst an die maximale Reizstärke. Reizstärken, die dem Rollenabstand 110 mm entsprachen, wurden nicht mehr verwendet. Natürlich wurden Präparate dann nicht mehr zu Versuchen benützt, wenn auf oben beschriebene Weise sich keine annähernde Übereinstimmung der Kontraktionshöhen erzielen liess. Diese Ungleichheit der Kontraktionshöhen bildete fast bei jeder Versuchsreihe den Grund zum Abschluss. Präparate mit ungleichem Kontraktionsverlauf bei Reizung oben und unten wurden von vornherein verworfen.

Um möglichst exakt die Kontraktionshöhen in Übereinstimmung bringen zu können, wurde das Verhältnis der Schreibhebellänge zur Länge des Hebelarms, an dem der Muskel angreift, möglichst gross gewählt, und zwar wie 157 zu 24. Die Kontraktionen wurden also mit 6,54 fach vergrösserter Kontraktionshöhe aufgeschrieben.

Zur Registrierung des zeitlichen Abstandes der beiden zugehörigen Muskelkontraktionen benutzte ich anfänglich dieselbe Vorrichtung, wie sie v. Miram angewandt hatte. Der Moment des Kontraktionsbeginnes wurde dadurch angezeigt, dass ein Strom, in dessen Kreis ein Pfeil'sches Signal eingeschaltet war, unterbrochen wurde. Am Ende der Entmagnetisierungszeit, die den Wert von $^1/_{864}$ Sek. hat, schnellt dann die Feder des Pfeil'schen Signals in die Ruhelage zurück, was mit Hilfe eines Schreibhebels auf die Registrierfläche übertragen wird.

Bei dieser Art der Registrierung ist grosses Gewicht darauf zu legen, dass der Muskelhebel vor Beginn der Kontraktion die Unterstützung eben bloss berührte und so den Stromkreis schloss. Diese Einstellung ist äusserst heikel und gelingt nur schwer. Liegt der Hebel nur eine Spur zu stark auf, so ist die nun ausgelöste Zuckung eine Überlastungszuckung; die Kontraktion hat schon begonnen, bevor der Schreibhebel bewegt und der Strom unterbrochen wird.

Doch besteht neben dieser Fehlerquelle noch eine andere. Denkt man sich die Muskelkontraktionskurve von der Abszissen-

achse eines Koordinatensystems aus gezeichnet und benennt man die Abszissen mit x, die Ordinaten mit y, dann wird im Beginne der Muskelkontraktion $\frac{dy}{dx}$ nur sehr langsam vom Werte 0 zu einem positiven Werte übergehen. So wird während einer relativ langen Zeit der Abstand an der Unterbrechungsstelle derart sein, dass Funken den Luftwiderstand noch überwinden können. Dadurch erfährt einmal der Stromabfall eine Verzögerung; ausserdem werden kleine Unebenheiten der Kontaktstelle einen wesentlichen Einfluss auf den Zeitmoment der Stromunterbrechung ausüben. Es schien mir aus diesen Gründen zweckmässiger, nicht den Beginn der Muskelkontraktion, sondern einen anderen Zeitpunkt zur Unterbrechung des Registrierstromkreises zu verwenden.

Der Kontraktionsverlauf des Muskels wird dargestellt durch die aufgeschriebene Kurve. Bezeichnen wir in dieser Kurve die Zeit als Abszisse, die Kontraktionshöhen als Ordinaten, so lässt sich die Kontraktionshöhe als Funktion der Zeit betrachten und die Richtung der Tangente an die Kurve, d. h. $\frac{dy}{dx}$ misst die momentane Zunahme der Kontraktionshöhen. Diese Zunahme erfolgt zuerst langsam, dann rascher, bis sie ein Maximum erreicht. Darauf erfährt die Zunahme wieder eine Verzögerung: $\frac{dy}{dx}$ nimmt erst rasch, dann langsam ab bis zum Werte Null. In diesem Moment ist das Maximum der Kontraktionshöhe erreicht. Der absteigende Schenkel der Kurve durchläuft entsprechende Phasen.

Aus dem geschilderten Verlauf der Kontraktionskurve geht hervor, dass zwei Gegenden besonders ungeeignet sind, den Registrierstrom unterbrechen zu lassen: Dies sind die Gebiete, in denen $\frac{dy}{dx}$ den kleinsten Wert hat, d. i. im Beginn und auf der Höhe der Kontraktion. Der günstigste Zeitpunkt liegt aber dort, wo $\frac{dy}{dx}$ den höchsten Wert hat. Man wird also zweckmässig die Unterbrechung des Registrierstromes durch den Schreibhebel dann herbeiführen, wenn die Inflexionsstelle erreicht ist.

Wenn diese Inflexionsstelle nun in der Mitte der Kontraktionshöhe oder sogar darüber liegt, dann stellt sich eine andere Fehlerquelle ein. Eine absolute Übereinstimmung der Kontraktionshöhe

ist nämlich nie mit Sicherheit zu erreichen, und es ist leicht einzusehen, dass der Abstand der beiden Kurven, der bei vollkommener Kongruenz überall konstant ist, unter diesen Verhältnissen entweder nach obenhin wächst, wenn die zweite Kurve niederer ist, oder abnimmt, wenn die zweite Kurve höher ist als die erste. Nun kommen bei allen meinen Versuchen solche Höhen gar nicht in Betracht, da die Inflexionsstellen bei allen Muskelkontraktionen im unteren Drittel liegen. Überdies sind die Werte schon dann viel zuverlässiger, wenn die Unterbrechung in der Nähe der Inflexionsstelle erfolgt. In meinen Versuchen war die Unterbrechung fast immer in ca. 2 mm Höhe der Ordinate.

Die Unterbrechung des Stromkreises erreichte ich mit einer Einrichtung, wie sie in Fig. 1 dargestellt ist. Auf einem Metallblättchen sind zwei Messingstäbchen vertikal befestigt, deren eines *A* oben ein Platinblech aufgelötet hat. Das andere Stäbchen *B* trägt, mit diesem durch ein Doppelscharnier verbunden, ein dünnes horizontales Stäbchen. Dieses liegt mittelst eines eingelassenen Platinstiftes auf der Platinfläche des Stäbchens *A* auf. Nicht weit vom Scharnier geht von dem Querstäbchen ein Platindraht ab, der in ein Quecksilbernäpfchen taucht. Dieses Quecksilbernäpfchen und das Stäbchen *B* sind von dem Metallblättchen isoliert. Vom Quecksilber und vom Stäbchen *A* geht je ein Draht ab. Mit Hilfe dieser Drähte wird der Unterbrecher in einen Stromkreis, bestehend aus drei Akkumulatoren und dem Pfeil'schen Signal eingeschaltet. Es wurde vorgezogen, drei Akkumulatoren zu nehmen und einen Widerstand einzuschalten, da auf diese Weise kleinere Widerstandsänderungen in der Kontaktstelle weniger Einfluss auf die Stellung der Pfeil'schen Signalfeder haben.

H in der Figur stellt den Hebel dar, an dem der Muskel angreift und der auch die Feder trägt, mit Hilfe deren die Muskelkontraktionen auf der Schreibfläche aufgeschrieben wurden. Mittels einer Schraube konnte der ganze Unterbrecher so verstellt werden, dass der Schreibhebel *H* in beliebige Entfernung von dem Querstäbchen gebracht werden konnte. Wenn also der Muskel sich kontrahierte und den Schreibhebel hob, so wurde erst in einer bestimmten Höhe das Querstäbchen erreicht und gehoben und in demselben Moment der Platinkontakt unterbrochen, was vom Pfeil'schen Signal angezeigt wurde. Zwischen zwei zueinandergehörigen Muskelkontraktionen durfte natürlich keine Verschiebung des Schreibhebels

gegen das Querstäbchen des Kontaktes erfolgen. Um ein Anzeichen dafür zu haben, dass der Muskelhebel immer von derselben Ruhelage ausgehoben wurde, behielt ich die Einrichtung, wie sie von Miram zur Registrierung des Zuckungsbeginns verwendet hatte, bei. Nach jeder Muskelkontraktion wartete ich, bis der Kontakt sich von selbst geschlossen hatte, was durch das Geräusch eines eingeschalteten Elektromagneten angezeigt wurde; dann hatte der Muskel seine „normale" Länge erreicht, und es konnte eine neue Kontraktion ausgelöst werden.

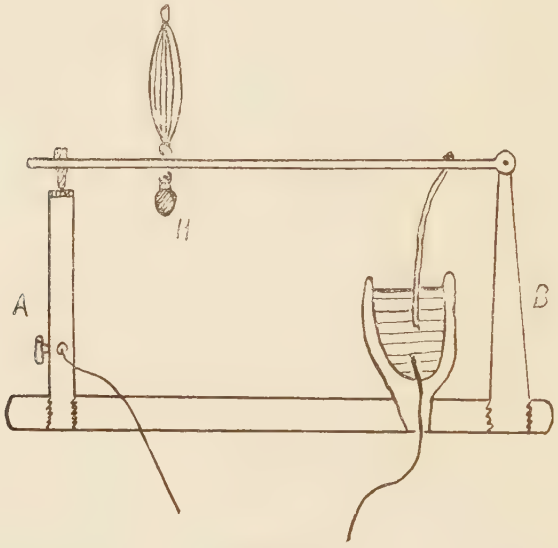


Fig. 1.

Als Registrierfläche diente die mit Papier überzogene Platte eines Helmholtz'schen Pendelmyographions.

Die Schwingungen des Pendels wurden so eingestellt, dass die grösste Geschwindigkeit der Platte, während welcher auch der Elektromagnet aufzeichnete, ca. 1200 mm in der Sekunde betrug. Die Zeitschreibung erfolgte mittels einer Stimmgabel von 30 Schwingungen in der Sekunde. Bei dieser relativ grossen Geschwindigkeit war auch der Ausschlag des Pfeil'schen Signals auf der Kurve nicht so steil, wie er zu einer leichten und sicheren Ablesung erwünscht gewesen wäre. Es erwies sich ein Kunstgriff, wie ihn Engelmann[1])

1) Th. W. Engelmann, Graphische Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung. Arch. f. Anat. u. Pysiol., physiol. Abteil. 1901.

schon für die Muskelzuckung vorgeschlagen hat, auch hier sehr zweckmässig: Ich liess den Ausschlag des Magneten nicht senkrecht zu der Grundlinie erfolgen, sondern stellte den Magneten etwas schief, so dass die zeichnende Spitze sich in derselben Richtung wie die Schreibfläche bewegte; dadurch konnte die Steilheit der Kurve beliebig gross gemacht werden.

Von grosser Wichtigkeit ist eine vollkommen erschütterungsfreie Aufstellung der Apparate. Der Tisch, auf den die Apparate gestellt waren, stand frei auf einer erschütterungsfreien Steinplatte. Die Basis der Apparate bildete ein schwerer Fuss. Um eventuellen Schwingungen der Apparate vorzubeugen, wurden vom höchsten Punkte desselben aus nach vier Richtungen hin Saiten straff gespannt.

An einem Seitenarm des Stativs war die Temperiervorrichtung für den Nerven angebracht. Es musste dafür gesorgt werden, dass die ganze Nervenstrecke einschliesslich der beiden Reizstellen gleich schnell und gleichmässig temperiert wurde. Der Nerv ruhte auf einem seiner Länge entsprechenden Metallkästchen, das ausser seiner Oberseite ganz von isolierendem Hartgummi umgeben war. Die Oberseite war mit einer Lackschicht überzogen, damit der Nerv nicht direkt mit Metall in Berührung kam. In dieser Lackschicht lagen zur Reizung nach oben frei zwei Paar Platinelektroden. Der Weg, den der Reizstrom im Nerven zu durchlaufen hatte, betrug an beiden Elektroden ca. 1,5 mm. Der Abstand der beiden Elektroden war 47 mm. Der Nerv wurde durch ein ähnliches Metallkästchen bedeckt. Zur Vermeidung einer Nervenquetschung wurde die Unterwand des Deckels herausgebrochen und durch eine Membran von dünnstem Gummi ersetzt. Die Membran legte sich dem Nerven eng an. Die temperierende Flüssigkeit durchfloss zuerst das untere, dann das obere Gefässchen. Der Nerv war so nach allen Seiten hin von der Temperierflüssigkeit umgeben, ohne von ihr berührt zu werden, und vermochte dem Temperaturwechsel der Flüssigkeit rasch zu folgen. Zur Bestimmung der Temperatur war im unteren Kästchen ein Thermometer eingelassen, der es erlaubte, auf den Grad genau abzulesen und Zehntelgrade zu schätzen. Die Versuche wurden jedesmal erst dann begonnen, wenn der Thermometer ca. 1—2 Minuten denselben Stand beibehalten hatte. Es war anzunehmen, dass während dieser Zeit ein vollkommener Temperaturausgleich zwischen Nerv und Temperaturgefäss stattgefunden hatte. Nach jeder Versuchsserie, die aus 2—6 Einzelversuchen bestand, wurde die

Temperatur nochmals abgelesen. Meistens war die Temperatur vollkommen konstant geblieben. Bei Temperaturänderungen um mehr als 1° blieben die Versuche zur Ausmessung unbenutzt. Gewöhnlich begann ich mit Versuchen bei niederer Temperatur. Jedesmal wurde eine grössere Flüssigkeitsmenge in einem besonderen Reservegefäss zu einer bestimmten Temperatur gemischt, und erst aus diesem Gefässe wurde die Flüssigkeit dem Präparate zugeführt. Zu jeder folgenden Serie wurde die Temperatur um 5 bis 10° gesteigert bis gegen 30°, wo sich gewöhnlich eine Ungleichheit der Kontraktionshöhen einstellte, die sich nur durch Verminderung der Temperatur beheben liess. Die Werte, die sich beim Übergang von höherer zu niederer Temperatur ergaben, zeigten eine genügende Übereinstimmung mit denjenigen, die gefunden wurden beim Übergang von niederen zu höheren Temperaturen.

Zur Herstellung des Nervmuskelpräparates wurde der Frosch dekapitiert. Um den Teil des Plexus ischiadicus, der im Rückenmarkskanal verläuft, nicht zu zerstören, wurde das Rückenmark nicht ausgebohrt, sondern die Wirbelsäule etwas über der Aufspaltung des Rückenmarkes querdurchtrennt. Die Erhaltung des Plexus ischiadicus bis zu den Ganglienzellen, wie sie schon von H. Munk[1]) empfohlen worden ist, hat sich sehr vorteilhaft erwiesen, da auf diese Weise der „Querschnitt" weiter entfernt von der oberen Reizstelle zu liegen kam; dann erreichte der Absterbeprozess sehr viel später die obere Reizstelle, wodurch dasselbe Präparat zu einer grösseren Anzahl von Einzelversuchen verwendet werden konnte. Durch Feststecken des Präparates wurden die sonst bei der Präparation sehr störenden Reflexzuckungen verhindert. Die Freilegung des Nervus ischiadicus und des Gastrocnemius geschah in der allgemein üblichen Weise. Die Haut des Unterschenkels wurde so abgelöst, dass sie nach der Präparation des Musculus gastrocnemius wieder über diesen gezogen werden konnte zum Schutze gegen Austrocknen. Der Nerv war während des ganzen Versuches in physiologischer Kochsalzlösung oder Ringerflüssigkeit eingebettet. Nach Abschluss des Versuches wurde am unteren Platindraht der oberen und unteren Elektrode mit Hilfe einer mit Tinte benetzten Pinzette der Nerv gequetscht und die Stelle der Quetschung dann als Marke zur Messung der Nerven-

1) H. Munk, Untersuchungen über die Leitung der Erregung im Nerven. Arch. f. Anat. u. Physiol. u. wissensch. Med. 1860.

länge benutzt. Da in der oberen und unteren Elektrode der Reizstrom gleichgerichtet war und jedesmal der untere Platindraht die Kathode, so ging bei jeder Reizung von ihr die Erregung aus, und der Abstand dieser Punkte am Nerven gemessen gab die Nervenlänge.

Nun besteht eine grosse Schwierigkeit bei der Bestimmung der Nervenlängen. Infolge der Dehnbarkeit des Nerven ist die Länge, die man misst, abhängig von der Spannung. Bekanntlich hat Helmholtz bei seinen Versuchen die Dehnung bei der Messung so weit getrieben, bis die Querstreifung des Nerven verschwand. Es erschien mir zweckmässig, die Dehnung des Nerven durch Anhängen eines Gewichtes herbeizuführen, das eine Funktion der Grösse des Frosches darstellt, so dass ein dickerer Nerv durch ein relativ grösseres Gewicht ebenso stark gedehnt wurde wie ein dünnerer Nerv mit geringerer Belastung. Das dehnende Gewicht schwankte zwischen 8 und 12 g.

Ausmessung der Kurven.

Da die Geschwindigkeit der Schreibfläche des Pendelmyographions im allgemeinen ca. 1,2 m pro Sekunde betrug, so wurden die aufgeschriebenen Längen, die der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes entsprachen, ziemlich gross. Nur bei den höchsten Temperaturen, die ich anwandte, wurde die Strecke kleiner als 1 mm. Ich begnügte mich daher mit einer Glasmessplatte, die in halbe Millimeter geteilt war, die Längen auszumessen. Bei einiger Übung liessen sich bei Anwendung einer Lupe die Zehntelmillimeter mit ziemlicher Sicherheit schätzen. Da zudem immer das Mittel aus mehreren Versuchen bei derselben Temperatur genommen wurde, so geben die in der Tabelle angeführten Zahlen genügende Genauigkeit.

In einer Anzahl von Versuchen habe ich einen besonders konstruierten Kurvenmessapparat verwendet, der es ermöglicht, auf 0,05 mm genaue Ablesungen zu machen.

Der Apparat ist auf meine Angaben hin von Wilhelm Petzold in Leipzig ausgeführt worden. Ich werde eine Beschreibung davon an anderem Orte geben.

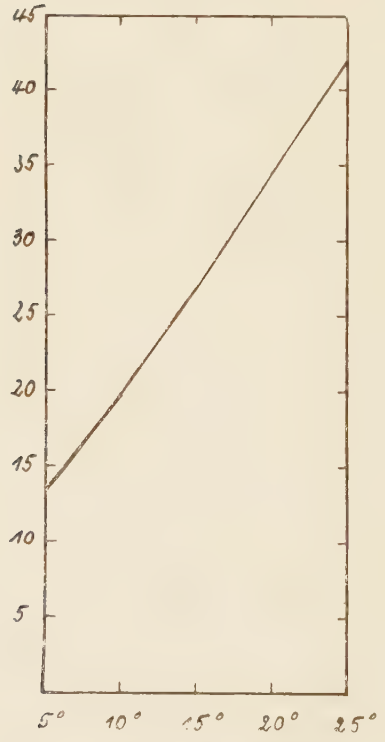
Die Resultate der Versuche sind in den folgenden Protokollen zusammengestellt. Dabei gibt die erste Kolumne die Temperatur; die zweite zeigt an, wie viele Einzelbestimmungen bei dieser Temperatur gemacht worden sind; dann folgt das Mittel aus dem Kurvenabstand der Einzelbestimmungen. Die letzte Reihe ist die berechnete Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven.

Um eine leichte Übersicht über die Versuche jeder Gruppe zu geben, habe ich am Ende jeder Gruppe eine Kurve abgebildet, die das Mittel aus allen in der Gruppe angeführten Bestimmungen darstellt. Das Mittel wurde auf folgende Weise bestimmt: Die Resultate jeder Versuchsserie, d. h. aller Einzelversuche am selben Nerven, wurden auf Millimeterpapier aufgezeichnet, so dass die Abszissen die Temperaturen, die Ordinaten die Fortpflanzungsgeschwindigkeiten des Reizes im Nerven in Metern darstellten. Aus diesen Kurven wurden nun die Werte für die Temperaturen von 5 zu 5 ° abgelesen und zur Berechnung des Mittels verwendet.

Aus den in den Kurven zur Darstellung kommenden Mittelwerten wurden die Quotienten Q für 10 ° berechnet. Alle die Werte Q_{10} sind am Ende der Protokolle in einer Tabelle zusammengestellt.

Gruppe I.

Feldfrösche, längere Zeit in Gefangenschaft.



Kurve 1. Feldfrösche vom 14. Dez. bis 27. Febr. Längere Zeit in Gefangenschaft.

Versuch am 14. Dezember.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
7,5	3	3,3	16,6
15	5	2,5	22,0
19,5	6	2,0	27,4
25	6	1,7	32,2
31	5	1,2	45,8

Versuch am 15. Dezember.

5	3	3,4	17,3
11	3	2,7	21,75
19	4	1,55	37,8
13	3	2,4	24,5
7	4	3,07	15,2
2	4	5,4	10,9

Versuch am 20. Dezember.

11	2	2,5	22,4
5	3	4,2	11,8
15	4	2,1	26,7
21	1	1,2	46,8

Versuch am 15. Februar.

5	3	5,9	10,5
12	3	3,33	17,8
17	5	2,14	27,8
21,5	4	1,62	36,7
26	7	1,13	52,5

Versuch am 27. Februar.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
3	2	3,9	14,6
10	3	2,8	20,3
14	2	2,2	25,7
19	3	1,68	33,7
23	4	1,6	35,4
27,5	3	1,07	53

Gruppe II.

Frischgefangene Feldfrösche.

Versuch am 14. März.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
0	3	5,83	9,9
7,5	4	3,32	17,4
11,75	3	2,4	24
18	4	1,87	30,8
23,5	2	1,7	34
27	2	1,1	52,4

Versuch am 15. März.

5	2	4,5	13,15
10	2	2,55	23,15
15	2	2,0	29,6
20	2	1,7	34,7
24,5	2	1,55	38,1
25	2	1,5	39,4
30	1	1,3	45,5
31	2	1,35	43,8
16,5	2	1,75	33,8
10	2	2,5	23,6
4	3	4,5	13,6
3	2	5,5	10,7
12,5	2	3,0	19,7
21	2	1,85	31,9

Versuch am 15. März. II.

5	3	3,47	17,3
13	2	2,3	25,7
18	2	1,95	30,25
25	2	1,6	36,9
14	3	2,1	28,2
10,5	3	2,93	20,2
5	4	3,65	16,2
10	2	2,85	20,7
15	2	2,35	25,1

Versuch am 16. März.

0,5	2	8,35	6,87
6,5	3	4,27	13,4
11	3	3,0	19,1
20	2	1,75	32,7

Versuch am 18. März.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
3,5	2	4,25	13,7
13,5	2	2,45	23,7
16	2	2,2	26,5
19	2	1,8	32,3
22	2	1,55	37,5
27	2	1,05	55,3
16	2	2,4	24,4
7	2	3,85	15,2
5	3	4,40	13,2

Versuch am 18. März. II.

5,5	2	3,75	15,9
10,5	3	2,93	20,3
17,5	5	2,1	28,4
23	4	1,9	31,3
29	3	1,5	39,7
17,5	4	2,15	27,8
13,5	2	2,5	23,9
7	4	3,35	17,8
4	3	4,54	13,2
13,5	3	2,6	23,5
20,5	3	2,07	29,2

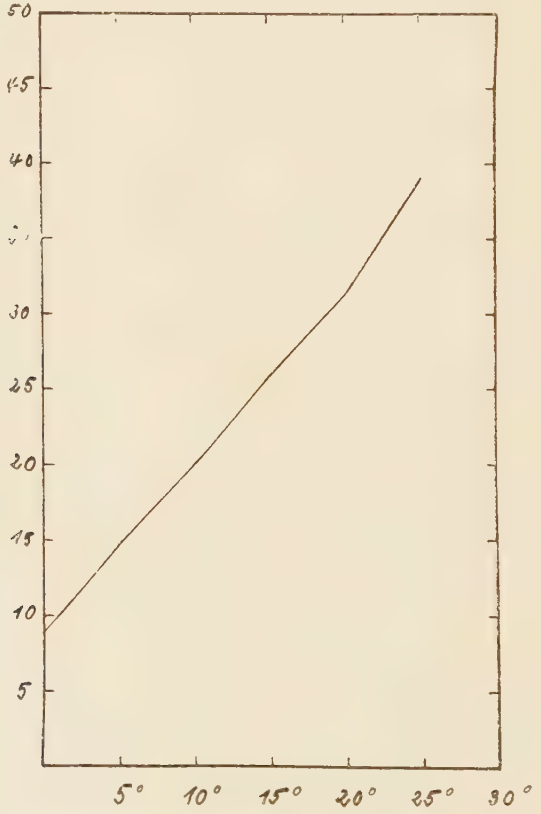
Versuch am 20. März.

1	2	5,05	11,3
11	4	2,5	22,8
16,5	3	1,9	30,0
22	5	1,7	33,6
26,5	5	1,35	42,3
20	3	1,6	35,7
5,5	3	3,9	14,6

Versuch am 20. März. II.

4,5	2	3,0	14,5
12	3	2,65	21,3
18	3	1,8	31,3
	Auf 26 ° erwärmt		
8	2	2,75	20,5

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
15	3	2,33	24,2
18,5	3	1,6	35,2
25,5	3	1,57	36
14,5	3	2,32	25,3
4	2	4,4	12,8
Versuch am 21. März.			
1,5	3	5,07	11,5
10,5	3	2,63	22,2
18	4	1,95	29,8
21,5	3	1,73	33,6
27,0	5	1,44	40,4
29	8	1,35	43
Versuch am 21. März. II.			
4,5	6	4,13	14,3
12	4	2,53	23,4
20,5	3	1,7	34,8
25	4	1,6	42,3
16,5	2	2,05	28,9
8	3	3,37	17,6
3,75	4	5,1	11,6
Versuch am 22. März.			
5	2	4,0	14,6
12	3	2,67	21,8
19,5	5	2,08	28
26	4	1,7	34,2
28,5	5	1,76	33,1
16	4	2,5	22,8
9	6	3,6	16,2
4,2	5	4,9	11,9
12,5	3	3,1	18,8
18	4	2,13	25,3
25	4	1,83	31,5
19,75	3	2,2	26,5
12	2	2,88	20,2



Kurve 2. Frischgefangene Feldfrösche vom 14. März bis 1. April 1911.

Versuch am 31. März.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
—1	3	7,67	7,6
6,7	3	3,53	16,4
12,5	3	2,67	21,8
18	3	1,77	33

Versuch am 31. März. II.

1,5	3	4,9	12
11	4	2,85	20,7
15,5	4	2,5	23,6
21	5	2,05	28,8

Versuch am 1. April.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
1	3	4,85	12
10,3	2	2,9	20
17	3	2,2	26,5
23	2	1,55	37,5
Erwärmt auf 28°			
17	3	2,07	28,1
12	4	2,52	23

Gruppe III.

Frischgefangene Wasserfrösche in der Laichzeit.

Versuch am 25. April.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
—0,5	3	5,5	10,8
1,5	4	4,8	12,4
6,0	3	3,17	18,7
12	4	2,32	25,6
15,5	3	1,77	33,6
20,5	3	1,47	40,3

Versuch am 28. April.

0,2	3	12,4	4,7
7,5	3	4,6	13,5
13,5	3	3,3	17,6
17,5	4	2,42	24
21	3	1,7	34
24	2	1,55	37,4
29	2	1,2	48,3

Versuch am 28. April. II.

5,0	3	3,47	17,0
8,8	5	2,76	21,3
15,0	4	1,88	31,2
21,8	2	1,5	39,2
29	5	1,1	57,5
23	3	1,47	40
13,6	4	2,62	22,4
7,5	2	3,45	17,0

Versuch am 29. April.

0	4	5,2	11,3
—1	3	6,5	9,6
—2	5	6,3	9,2
—1	3	5,6	10,9
6	4	3,7	15,7
11	5	2,84	20,3
17,8	3	2,1	28,4

Versuch am 1. Mai.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
2	3	4,3	13,4
8	2	3,05	19,1
14	2	2,35	24,8
20	3	1,9	13,4
26	7	1,47	39,3
30	5	1,47	39,3
32	3	1,27	45,3
35	3	1,23	47
21	3	1,9	30,3
16	3	2,43	23,7
7,5	2	3,65	15,7
2	5	5,4	10,7

Versuch am 3. Mai.

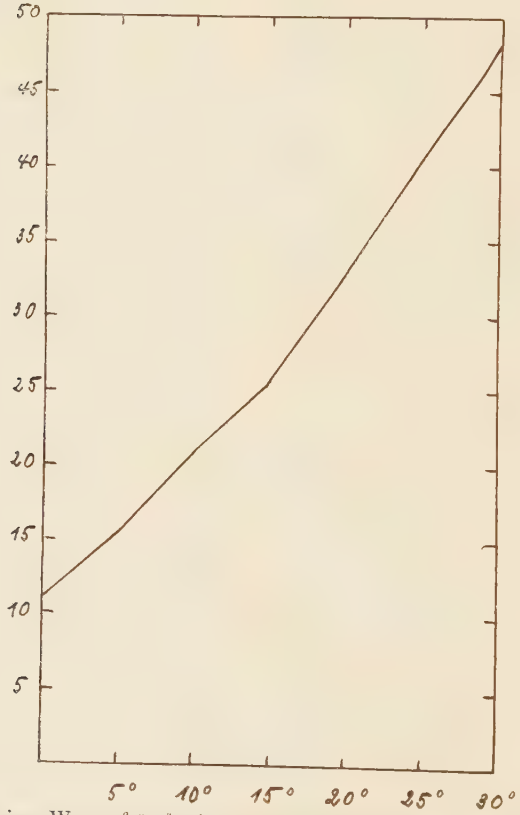
2,5	4	4,0	14,7
10,5	3	2,53	23,3
19	1	1,8	32,6
24	3	1,47	40
28	3	1,23	47,8
32	4	1,1	53,5
22	2	1,75	33,6
15,3	4	2,05	28,7
7	3	3,13	18,8

Versuch am 4. Mai.

0,2	4	5,2	11,6
7,5	3	2,77	21,8
13	3	1,97	30,7
19,5	6	1,5	40,05
25,25	3	1,27	47,6
28	2	1,3	46,3
10	3	2,37	25,5
3	3	4,6	13,1

Versuch am 4. Mai. II.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
0	3	4,87	12,3
— 2	7	6,1	9,9
9	5	3,06	19,7
15	2	2,4	25,2
20	3	1,93	31,0
24	4	1,6	37,8



Kurve 3. Leipziger Wasserfrösche (ungelaicht) frisch vom 25. April bis 4. Mai 1911.

Gruppe IV.

Frische Wasserfrösche nach der Laichzeit.

Versuch am 30. Mai.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
3	3	5,1	11,8
11,5	3	3,33	18,1
19	2	1,85	32,5
27	1	1,4	43
2,3	3	6,4	9,4
11,6	3	3,9	15,5
18,5	3	2,17	29

Versuch am 31. Mai.

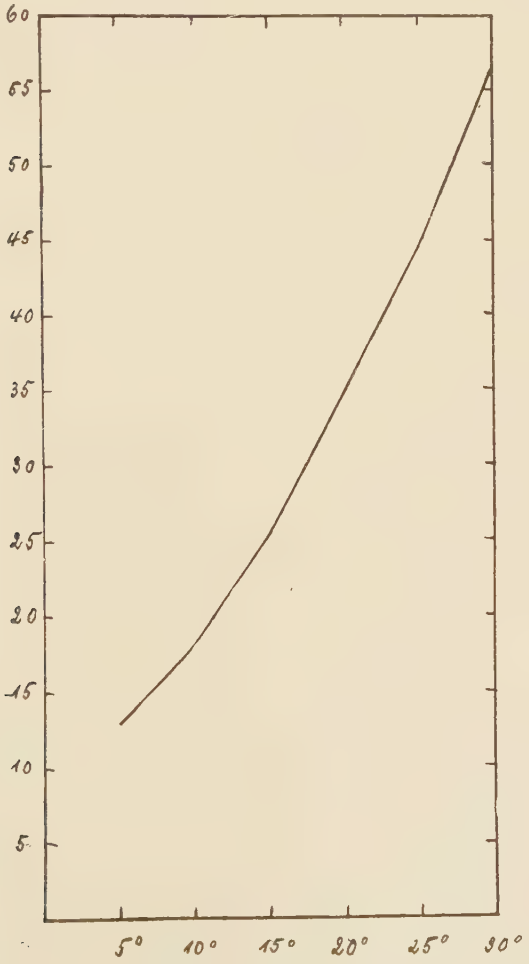
T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
4,6	2	4,5	13,2
14	2	2,55	23,3
3	1	4,6	13
12	3	2,77	21,8
21	3	1,6	37,6
28	4	1,1	55
16,5	3	2,07	29
2,3	5	5,65	10,3
12,8	4	2,65	22,7

Versuch am 30. Mai. II.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
4,2	3	5,0	11,8
11,2	3	3,33	17,8
18,8	3	2,2	26,7
31	4	1,0	59

Versuch am 20. Juni.

3	2	8,6	7
12	6	2,6	23,2
19	3	1,57	38,4
30	3	1,1	55



Kurve 4. Leipziger Wasserfrösche (gelaicht) frisch vom 30. Mai bis 20. Juni 1911.

Gruppe V.

Wasserfrösche, die längere Zeit im Eisschrank waren.

Versuch am 11. Juli.

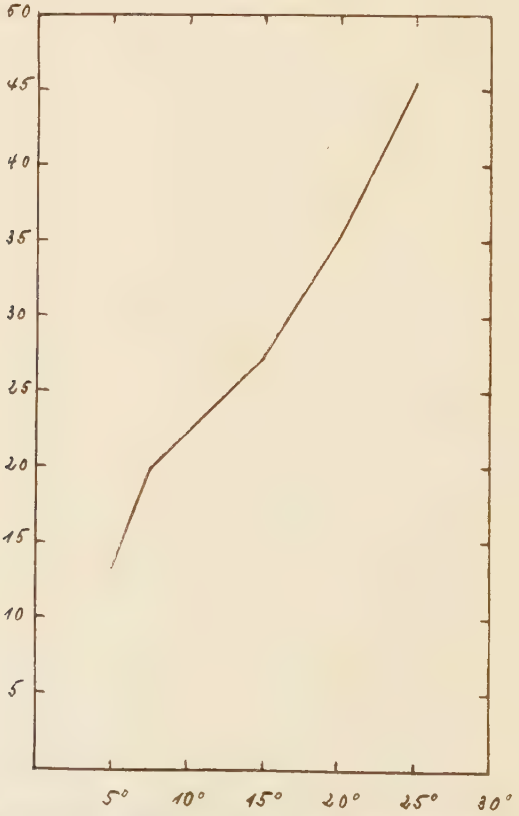
T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
2	3	5,70	10,3
9,75	3	2,85	20.6
17	3	1,78	32,9
23,5	1	1,45	40.3
28	1	0,85	68,9

Versuch am 12. Juli.

2,5	3	4,93	12,3
13	2	2,37	25,4
20	3	1,70	35,3
6	3	3,65	16,5
13,2	4	2,46	24,4
21,5	1	1,35	44,5
0	3	4,96	12,3
11,5	4	2,38	25,5
20,5	3	1,60	38
8,5	3	3,20	18,7
21	3	1,43	42
29	1	1,05	57,2
21	2	1,43	42,2

Versuch am 12. Juli. II.

13,5	3	2,25	26,6
21,5	5	1,67	37,8
11	4	3,02	19,8
3	5	4,89	12,2



Kurve 5. Wasserfrösche, die längere Zeit im Eisschrank waren, vom 11. Juli bis 24. September 1911.

Versuch am 17. Juli.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
4	2	4,45	13,4
10,5	4	2,91	20,4
15,5	2	1,97	30,2

Versuch am 18. Juli.

2	4	5,15	11,3
9	1	3,55	16,3
17	2	2,28	25,4
2,5	3	7,02	8,3
10,5	3	3.47	16.7
20	2	1,93	30.1

Versuch am 23. September.

2	3	5,75	10,3
11	3	2,85	20,8
19	3	1,78	33,4
27	1	1,25	47,3
5	1	4,65	12,8

Versuch am 24. September.

T.	Zahl der Versuche	Mittel	F. G.
— 1,5	3	7,93	7,9
+ 2	3	5,82	10,6
9	3	3,08	20,5
16,5	4	2,36	26,4
24,5	4	1,60	38,8
23	3	1,65	38,5
13,5	3	2,68	22,8
2	3	6,65	9,4

Versuch am 24. September. II.

11,5	2	2,95	19,8
2	3	5,75	10,2
11	2	2,78	20,3
18	5	1,82	32
25	3	1,43	40,7
30	3	1,33	43,7
21	3	1,88	31

Zusammenstellung der Q_{10}-Werte.

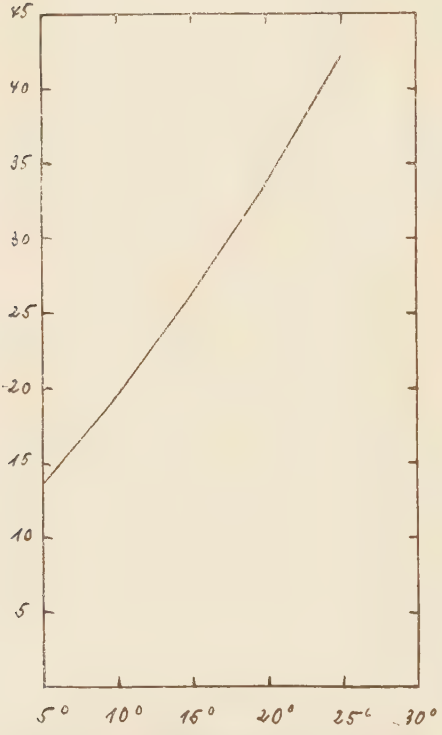
T.	Kurve 1		Kurve 2		Kurve 3		Kurve 4		Kurve 5		Mittel	
	F. G.	Q_{10}	F. G.	Q_{10}	F. G.	Q_{10}	F. G.	Q_{10}	F. G.	Q_{10}	F. G.	Q_{10}
0	—	—	8,5	2,35	11,3	1,86	—	—	—	—	—	—
2,5	—	—	11	2,28	13	1,77	—	—	—	—	—	—
5	13,1	2,03	14,5	1,79	15,4	1,79	12,8	1,97	13	2,09	14,1	1,87
7,5	16,5	1,82	17,3	1,64	18	1,65	15,4	1,95	19,9	1,51	16,9	1,77
10	19,3	1,79	20	1,6	21	1,57	18	1,95	22,4	1,59	19,9	1,71
12,5	23	1,66	22,9	1,53	23	1,62	22,2	1,81	24,8	1,75	22,6	1,64
15	26,5	1,59	26	1,48	26	1,55	25,3	1,77	27,3	1,67	26,3	1,61
17,5	30,0	—	28,5	—	29,7	1,5	30	1,68	31,2	—	30,1	—
20	34,6	—	32	—	32,9	1,47	35	1,61	35,5	—	34,1	—
22,5	38,3	—	35	—	37,1	—	40	—	40,4	—	37	—
25	42	—	38,5	—	40,5	—	44,7	—	45,3	—	42,4	—
27,5	—	—	—	—	44,8	—	50,2	—	—	—	—	—
30	—	—	—	—	48,2	—	56,2	—	—	—	—	—

Aus vorstehenden Versuchen geht hervor, dass bei den einzelnen Tieren derselben Art ziemlich beträchtliche Schwankungen in der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven vorkommen.

Bei Feldfröschen liess sich kein Unterschied feststellen in der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven, ob nun die Tiere vor dem Versuche längere Zeit in Gefangenschaft, also hungernd gehalten worden waren, oder ob diese frisch eingefangen und in gutem Ernährungszustande zu den Versuchen verwendet wurden.

Weiter zeigte bei weiblichen Wasserfröschen die Ausreifung der Eier auf die Nervenleitungsgeschwindigkeit keinen fassbaren Einfluss; ebensowenig boten Wasserfrösche, die wochenlang im Eisschrank bei wenig Graden über dem Gefrierpunkt gehalten worden waren, einen Unterschied gegenüber den nicht vorbehandelten Tieren.

Eine Abhängigkeit der Nervenleitungsgeschwindigkeit von der Jahreszeit konnte nicht gefunden werden.



Kurve 6. Gesamtmittel aus allen Versuchen

Schliesslich hat sich herausgestellt, dass auch zwischen den beiden Froscharten Rana esculenta und Rana temporaria Verschiedenheiten in der Erregungsleitung im Nerven nicht bestehen, die grösser wären als die Schwankungen, die bei Individuen derselben Art vorkommen.

In jedem Fall war die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven eine Funktion der Temperatur. Von 0 bis 30° nimmt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit dauernd zu.

Um einen Überblick über den Einfluss zu gewinnen, den die Temperatur ausübt, habe ich die Werte für Q_{10} für die verschiedenen Gruppen zusammengestellt. Aus dieser Übersicht geht hervor, dass der Quotient Q_{10}, fast durchweg kleiner ist als 2, aber immer grösser bleibt als 1,5, dass sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven bei 10° Temperaturerhöhung fast nie verdoppelt. Das Gesamtmittel aller meiner Q_{10}-Berechnungen beträgt 1,75. Dieser Wert stimmt annähernd überein mit dem von Keith Lucas[1]) für Temperaturen von 8—9° zu 18—19° C. angegebenen Wert 1,79 und mit dem von Maxwell[2]) für die Leitung im Moluskennerven ge-

1) Keith Lucas, loc. cit.
2) Maxwell, loc. cit.

fundenen 1,78. Mein Wert steht aber mit demjenigen von Charles D. Snyder[1]), $Q_{10} = 2—3$, nicht im Einklang. Woher der Unterschied rührt, weiss ich nicht anzugeben.

Schliesslich möchte ich noch bemerken, dass die Q_{10} von niederen Temperaturen zu höheren in jeder Gruppe nach und nach abnehmen.

Ein Blick auf die gezeichneten Kurven lässt erkennen, dass ihr Verlauf weniger demjenigen einer Exponentialkurve gleicht, als vielmehr einer Geraden. Eine Gerade, die aber einen bestimmten Winkel gegen die Abszisse einnimmt, zeigt an, dass die Ordinaten proportional den Abszissen wachsen, und so scheint es, dass zwischen der Temperatur und der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven zwischen 0 und 30° C. eine annähernde Proportionalität besteht. Ob aus dem Verhalten herauszulesen ist, dass es sich bei der Nervenleitung um einen rein chemischen Vorgang handelt, erscheint mir zweifelhaft. Dies Verhalten erweckt vielmehr den Eindruck, als wäre die Fortpflanzung der Erregung im Nerven eine Erscheinung, die sich aus mehreren chemischen und physikalischen Prozessen zusammensetzt.

Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn Geheimrat Professor von Kries für die Überlassung des Themas, sowie für die Hilfe bei der Ausführung dieser Arbeit meinen Dank aussprechen.

---

1) Charles D. Snyder, loc. cit.

Lebenslauf.

Ich, Georg Ganter, bin am 18. April 1885 als Sohn des Ökonomen J. P. Ganter und dessen Ehefrau Eva Ganter geb. Martin zu Unterschönmattenwag (Hessen-Darmstadt) geboren. Ich besuchte die Volksschule meiner Heimatsgemeinde. 1894 siedelte ich nach Aarau (Schweiz) über, wo ich die Bezirksschule und das kantonale Gymnasium besuchte und am 1. April 1905 mir das Zeugnis der Reife erwarb. Ich studierte in Freiburg und München, bestand im Sommer 1907 das Physikum und legte im Frühjahr 1910 das medizinische Staatsexamen in Freiburg ab. Vom April 1907 bis April 1908 und vom April 1910 bis September 1911 war ich Assistent am Physiologischen Institut der Universität Freiburg. Meine Approbation datiert vom 7. Mai 1911.

Pierersche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.